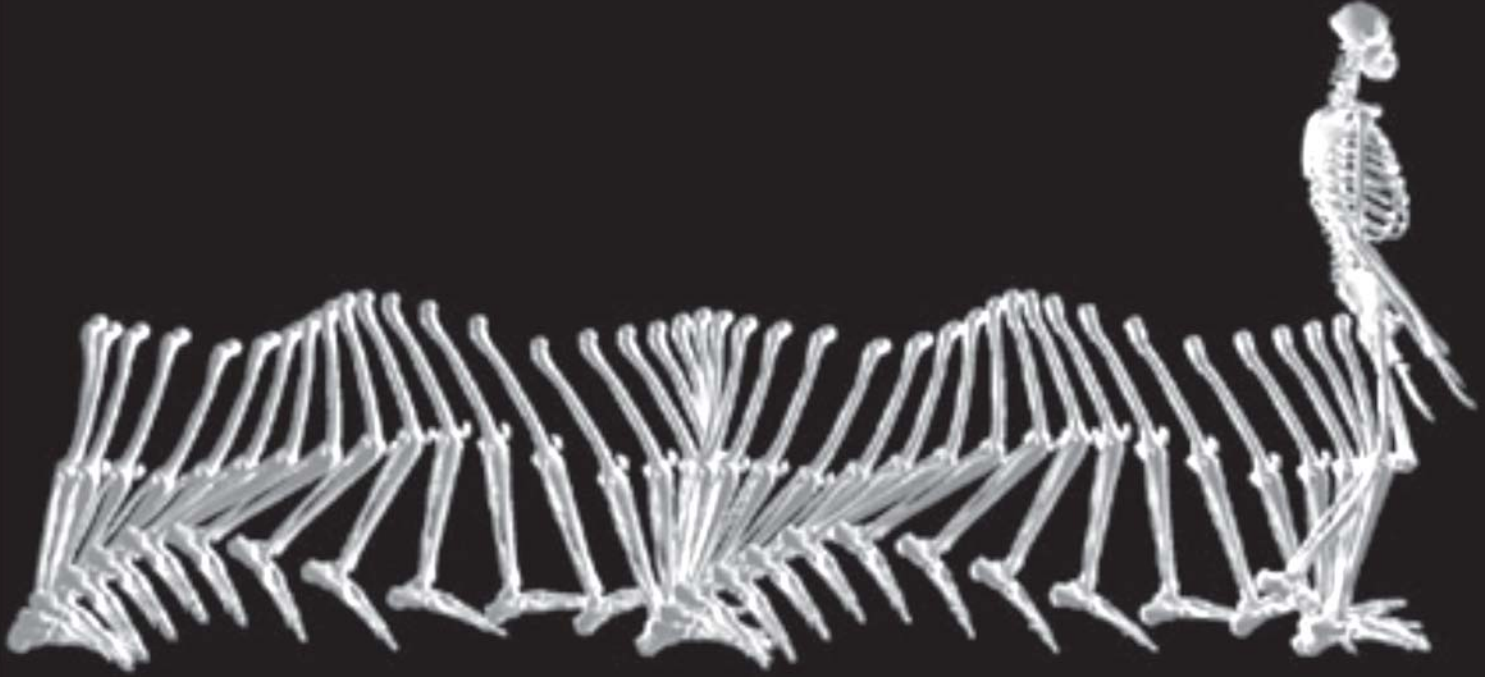


Bipedalizmin Kökeni

İsmail ÖZER

Ankara Üniversitesi, Dil ve Tarih-Coğrafya Fakültesi, Antropoloji Bölümü



Bipedalizm Nedir?

Bipedalizm insanları diğer yakın akrabalarından ayırt eden bir karakteristiğidir ve basit anlamıyla iki ayak üzerinde dik duruş ve yürüyüş hareketidir. Bu özellik insanın soy ağacında çok erken bir dönemde kazanılan evrimsel aşamalardan bir tanesidir. Hominid (insansı) evriminde oldukça

kritik bir aşama olarak hominid-hominid ayrımının temel özelliklerinden biridir. Bipedalizm ile birlikte iskelet yapısında büyük morfolojik değişimler gözlenir. Bipedalizm bir sürekliliği ifade eder.

Bipedalizmin Avantajları:

Bipedalizm her ne kadar ilk ortaya çıktığı dönemde birden bire olmasa da, hominidler için diğer

canlılara göre ayırt edici ve benzersiz bir avantaj sergilemektedir. Bu adaptasyon bipedal bireyler için oldukça kesin bir avantajdır. Bu avantajlar yiyecek taşıyabilme, sabit pozisyonda durabilme, yırtıcıların saldırısını yeterli mesafeden görebilme, tropikal iklimlerde vücut ısısını düzenleyebilme ve birçok farklı pozisyonda alet kullanabilme yeteneklerini kazanma konularında kendini göstermiştir.

Bipedal yeteneğin kazanılması ve gelişmesi hakkında ortaya atılan görüşlerden belki de en gözde olanı “savana” hipotezidir. Bu hipotez en eski hominidlerin bir iklim değişimi periyodu boyunca evrim geçirdiğini ve yeni bir formun Afrika savanalarında (uzun otlarla kaplı alanlar) görülmeye başladığını öne sürmektedir. Ormanlık alanda iskan eden quadropedal apelere ait bir kolun daha açık alanlara adapte olması ve zamanla bipedal hale evrimleşmesi günümüzde de en çok kabul gören görüştür. Dimdik ayakta durabilme yeteneği bu yeni ortamda bir avantaj olarak düşünülebilir, çünkü uzun otlarla kaplı alanlarda uzak mesafeleri görebilme yırtıcılara karşı bir üstünlük sağlayabilir. Ancak, paleoantropoloji alanında yapılan son keşifler en eski hominidlerin tamamen açık alanlarda yaşamadıklarını, aksine ormanlık habitatlarda yaşamlarını sürdürdüklerini, en azından uzunca bir süre daha hem ormanlık hem de açık alanları birlikte kullandıklarını ortaya koymuştur. Bu da bipedalizm konusundaki bilgilerimizi gözden geçirmemizi gerektirir.

Bipedalizmin bir diğer önemli avantajı sosyal gruplar halinde yaşayan hominidlerin avcı-toplayıcılıkla elde ettikleri yiyecekleri grubun diğer üyelerine taşıyabilmelerine olanak sağlamasıdır. Uzak mesafeler boyunca yiyeceğin başarılı bir şekilde taşınabilmesi ve başta yavrular olmak

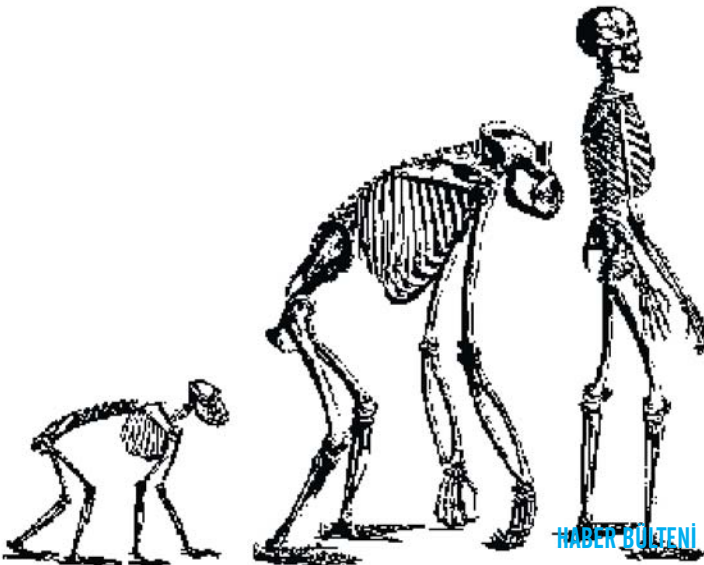
üzere diğer aile üyelerine sunulması, onların da hayatta kalmalarının sağlanması türün devamı açısından oldukça önemlidir. Bipedalizm sayesinde vücut uzunluğunun artırılmasıyla alçak ağaç dallarından zengin yiyecek buluntularının toplanabilmesi de yiyecek bulmada hominidler lehine bir avantaj olarak değerlendirilebilir. Ayrıca bipedal bireylerin iki ayakları üzerinde dik durabilmeleri sıcak Afrika güneşi altında daha az derinin bu ışınlarla maruz kalmasını sağlamıştır.

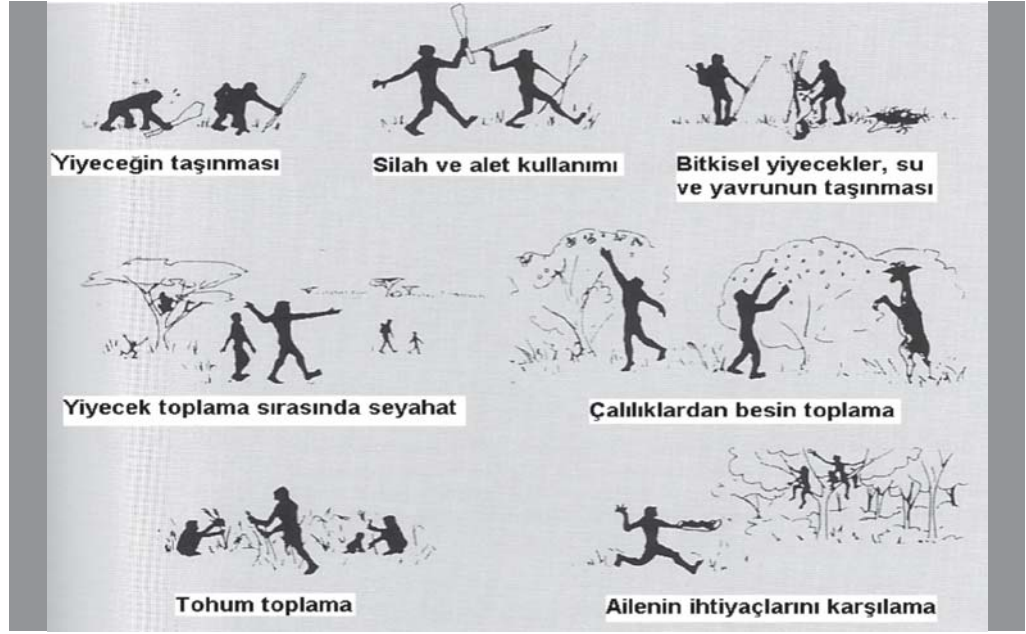
Bipedalizmin Ortaya Çıkışı:

Son 80 yıldır hominin bipedalizminin evrimine ilişkin birçok hipotez önerilmiştir. Bu teoriler iki kategori içinde düzenlenebilir. İlkinde, hominoid taksaları arasında gözlenen anatomik farklılıklar temeli üzerine oturan teoriler yer alır ve ikincisinde fosil materyal temeli üzerine oturtulan teoriler bulunur. Çünkü 1960'lı yıllardan beri bulunan erken hominin fosil kayıtlarının büyük çoğunluğu, modern insanlar ve kuyruksuz büyük maymunların (ape) karşılaştırmalı anatomisi üzerine oturtulan teorilere dayanak oluşturur.

Literatürde hominin bipedalizmi üzerine pek çok çalışma bulunmaktadır. 1920'li ve 30'lu yıllarda tartışılan en baskın görüşlere göre (Gregory 1916, 1928; Keith 1923; Morton 1924) bipedalizm braşiasyondan evrimleşmiştir. “Braşiasyonist” teorileri öne süren yazarlar arasında bazı farklılıklar vardır. Örneğin Schultz (1930), çok genel bir ape atayı öne sürmektedir. Bununla birlikte, bir ape benzeri ata, homininlere ve bipedal lokomasyona en yakın öncüdür. O devrin diğer yaygın teorileri ya eski bir insan neslini ve bir tarsoid benzeri atayı (Jones 1929) ya da modern maymunlara benzeyen ağaç üstündeki hareket tarzını benimsemiş maymun benzeri bir atayı önerir (Straus 1949) (Harcourt-Smith ve Aiello 2004).

Bipedalizmin kökeni, hominidlerin en belirgin özelliklerini tanımlayan bir avantaj olarak çeşitli hipotezlerle açıklanmaya çalışılmaktadır (Şekil 1). Bunlardan belli başlı olanlar; “Postural beslenme hipotezi” (Hunt 1996) ekolojik bir modeldir, “Davranışsal model” (Lovejoy 1981, 1988) erken hominidlerin sosyal, seksüel ve üreme davranışlarını bipedalliğe bağlamaktadır, “Termoregülasyon model” (Wheeler 1991) sıcakta bipedal durmanın sıcaklık kaybı artışı ve su ihtiyacını azalttığını öne sürmektedir.





Şekil 1: Bipedal lokomasyonun kökenine ilişkin bazı teoriler (Fleagle 2004).

Hunt'ın postural beslenme hipotezi, postural uzmanı apeler ile paylaşılan ön kola dayalı asılma ve dikey tırmanma adaptasyonunun ormansal yiyecekleri toplama sırasında anatomik yapıya baskısını ileri sürmektedir. Hem şempanze davranışları hem de *Australopithecus* anatomisi bu modeli açıklamaktadır. Şempanze bipedalizminin %80'i beslenme sırasında ön kola dayalı asılma davranışı sırasında gerçekleşmektedir. *Australopithecus*'lardaki gövde formu ön kol asılmasına dayalı adaptasyonu gösterir ve ormansal bipedal meyva toplayıcılığına adaptasyonu yansıtır. Hunt'a göre (1996), bu erken ve özelleşmiş bipedalizmin kökeni sadece sürekli bipedal lokomasyon dahilinde gerçekleşmiştir.

Lovejoy'un "Davranışsal model"i, memeli ekolojisi, demografisi, hayatta kalabilme ve doğum oranlarını içeren sosyal davranış mekanizmalarını temel almaktadır. İnsanın seksüel davranışları ve anatomisi bir "tek eşlilik" vurgusuyla hipotezleştirilmiştir. Bu model, erkek merkezli ihtiyaçların tedarikine yönelik davranışlar içerisindeki kollar yardımıyla eşe ve yavrulara yiyecek taşınmasını ve bu davranışın bipedallik üzerinde güçlü bir baskı oluşturarak süreklilik kazandırmasını, sonuçta da yavruların hayatta kalabilmelerini ve üretkenliğin başarıyla sürdürülebilmesinin sağlandığını öne

sürmektedir. Erken hominidlerde her dişi bireyin ortalama olarak 5-6 yılda bir yavru doğurduğu bilinmektedir. Sadık erkekler ailenin bu sorumluluğunu paylaşmak durumundadırlar. Ancak, elde edilen tüm kanıtlar erken hominidlerin çok eşli olduğunu göstermiştir. Bu da tek eşlilik üzerine kurulu bu hipotezin yeniden gözden geçirilmesi gerektiğini ortaya koymuştur.

Wheeler'in "Termoregülasyon model"i, seçici bir baskı üzerine kurulmuştur. Bipedalizm ısı kaybına ve ısı dağıtımına yardımcı olmaktadır. Bipedalizm ile birlikte rüzgara maruz kalan ortalama vücut yüzeyi artışı bireylere büyük bir avantaj sağlamıştır. Rüzgar akışı vücut ısısının dağıtılmasına ve vücut suyunun korunmasına yardımcı olur. Vücudun dikey yönelimi ayrıca gün boyunca güneş ışınlarına direk maruz kalan yüzeyleri ve dolayısıyla vücudu etkileyen solar radyasyonu azaltmaktadır.

Bipedalizmin ortaya çıkışında hakim olan güncel evrimsel teoriler hominidlerin habitatlarında ormanlık alanlardan açık savanlık alanlara doğru meydana gelen değişimleri konu almaktadır. Bu koşullar altında dik postur, vücut ısısının korunması ve yırtıcıların daha uzaktayken fark edilmesinde yararlı olabilir. Son araştırmalar bipedalizmin en az 6 milyon yıldan daha eskiye gitmesi gerektiği yönündeyken, aynı zamanda sık ormanlık habitatların bir bipedal duruşun ortaya çıkması için seçim baskısını sergilemekten uzak olduğunu göstermektedir.



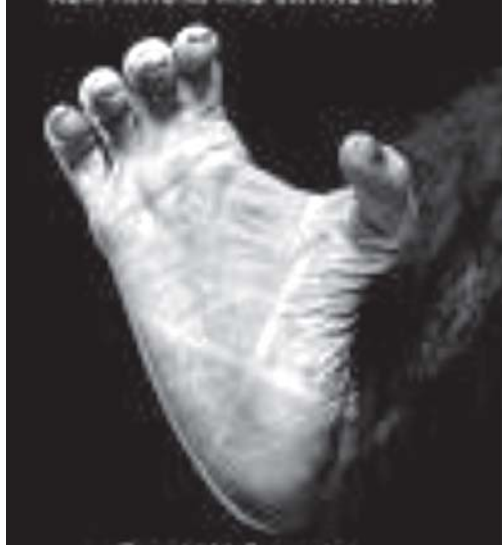
Bipedalizmin evrimi konusunda hangi çevre koşullarının etkili olduğu konusunda iki önemli görüş bulunmaktadır. İlki, bir quadropedal ape kolunun sık ormanlık alanları terk ederek daha açık alanlara doğru yayıldığını ve bu sayede bipedal lokomasyon ve duruşun evrimleştiğini ve hominidlerin geliştiğini savunmaktadır. “Doğu Yakası Hikayesi” ismi verilen bu görüş savana hipotezinin bir varyantıdır ve bu hipoteze jeolojik, kronolojik ve coğrafik veriler ilave edilmiştir. Bu iki görüş arasındaki en önemli fark yeni görüşün apelerin yaşam alanlarının değiştiğini ortaya koymasındır. Savana hipotezi ise apelerin ormanlık alanları bırakarak daha açık alanlara göç ettiğini savunmaktadır. Yapılan jeolojik araştırmalar açık alanların Erken Miyosen dönemden beri Afrika’da bulunduğunu kanıtlamıştır ve bu alanlardan bazılarında Orta ve Geç Miyosen boyunca bazı hominoid türlerinin yaşadıkları da bilinmektedir. Ancak bugünkü bilgilerimize göre bipedalizmin Geç Miyosen dönemde ve açık alanların Afrika kıtasına yerleşmesinin milyonlarca yıl sonrasında ortaya çıktığını söyleyebiliriz. Öyleyse bu çevresel senaryolar büyük oranda dayanaksızdır.

İkinci görüş, bipedal hale gelen ape dalının hala ormanlık alanda yaşadığını ve daha sonra bipedal hareket tarzının belirli bir gelişiminin ardından savana içlerine yayıldığını savunmaktadır. Ormanlık alanda yaşayan bir ape dalında bipedalizmin baş göstermesi, onun adaptasyonunu açık alanlara doğru genişlettiğini göstermektedir.

Bu iki görüş arasındaki temel farklılık ilkinde bir quadropedal ape dalının savana içlerine yayıldığı, daha sonra burada bipedal lokomasyonu geliştirdiği ve bir hominid’e dönüştüğü savunulurken, ikinci görüşte bipedalizmin savanadaki yayılımlardan daha önce gerçekleştiği anlatılmaktadır. Bu durumda ikinci görüşe göre bipedalizmin çevresel faktörlerden daha farklı faktörlerle ortaya çıkması ilk hominidlerin, ape benzeri atalarından daha geniş alanlara yayılabildiklerini göstermektedir.

Bir bipedal erken hominid olan 6 milyon yıllık *Orrorin*’in keşfi faunal ve floral kanıtların da eşliğinde bipedalizmin göreceli olarak daha kapalı alanlarda evrimleştiğini göstermektedir. *Orrorin*’ler tamamıyla ormanlık alanlarda yaşıyorlardı ve zaman zaman açık alanlarda vakit geçiriyorlardı. Bu türün bireyleri çalılık alanlarda yaşamak için gerekli adaptasyonları henüz tam olarak geliştirememişlerdir. Diş ve kol kemiklerinin özellikleri bu bulguları desteklerken, femur buluntuları *Orrorin*’lerin tamamıyla bipedal olduklarını göstermiştir. Bu yüzden bipedalizmin savana da eşsiz bir şekilde gelişme gösterdiğini, ancak ormanlık alanlarda da benzer bir lokomasyon tarzının başlangıçta var olduğu söylenebilir.

Bu konudaki bir görüşe göre hominid ata, Miyosen habitatta tipik hominoid beslenme rejimini devam ettirmekteydi, yiyecekler çok geniş bir alana yayılmıştı. Bipedalizm ağaçlık ortama adapte olmuş hominoidler tarafından topraktaki yolculuklarda da kolaylıkla kullanılabilirdi. Tıpkı küçük apelerin modern türlerinde olduğu gibi. Modern hominoidler normal hızlarında bipedalliği ya da quadropedalliği eşit olarak kullanabilirler. Üstelik bipedalizm sırasında ön bacaklar artı bir avantaj olarak serbest kalabilmektedir. Bu modelin bir sakıncası bipedalizmin sadece özel koşullar altında meydana gelebilmesidir. Çünkü bu hareket tarzı bir normal bir memeli için daha az verimlidir. Bu sorun iki önemli görüşe dayanmaktadır. İlki bizim Miyosen hominoid atamız muhtemelen yeterince verimli bir quadropedal değildi -ki modern hominoidler yetersiz quadropedaldirler- ve ikincisi hominid bipedalizmi normal hızda ortalama bir memeli quadropedalizmi kadar verimlidir. İlk görüş Taylor ve Rowntree tarafından doğruluğu sınanan bir görüştür ve bu çalışmada bipedalizm ve quadropedalim sırasında iki şempanzenin enerji harcaması test edilmiştir.



Sonuç sürpriz bir şekilde iki hareket tarzının da yaklaşık bir enerji sarfiyatına yol açtığını göstermiştir. İki yürüyüş tarzı da quadropedal memeli ortalamasından %50 daha yüksek bir enerji harcamasını gerektirmektedir. Çünkü hominoid vücutları kesin bir şekilde ormanlık lokomasyon tarzına adapte oldukları için, topraktaki bir yürüyüş tarzı masraflı bir enerji harcamasını gerektirir. Ancak özellikle iri vücutlu hominidlerin günlük aktivitelerini ağaçta daha çok toprakta geçirmeleri zorunludur. İkinci deney normal hızda yürüyen insan ve şempanzenin enerji harcaması üzerine gerçekleştirilmiştir. Sonuçta insanlardaki enerji harcaması memeliler için ortalama değerlerde çıkarken, şempanzede sarfiyat yaklaşık olarak %50 daha yüksektir. Özellikle küçük apeler günümüzde daimi bipeddirler ve bipedalizm doğada modern şempanzeler tarafından kolaylıkla adapte olunabilen bir yürüyüş tarzıdır. Ayrıca yine yapılan deneylerde eğitilmiş makakların normal makaklara göre sürekli ve daha uzun adımlarla bipedal yürüyebildikleri kanıtlanmıştır (Hirasaki vd. 2004).

Bipedalizmin Anatomisi:

Bipedalizm basit bir anatomik adaptasyon değildir, iskelet sisteminin birçok kısmını değiştiren bir süreçtir (Şekil 2). Bipedalizm kafatası ve göğüs kafesi sisteminde bazı belirgin değişiklikler yapmıştır. Foramen magnum kafanın arkasından kaide kısmına doğru yer değiştirmiş bu sayede kafatası omurga üzerinde dikey bir konuma yerleşmiştir. Kafatasındaki bu büyük konum değişimi beraberinde kafa morfolojisinin yapısal ve orantısal olarak değişimine ve beynin

olağanüstü gelişimine olanak sağlamıştır (1). Bipedallerde kaburga kafesi fiçi şeklindeyken, apelerde ters bir V harfi şeklindedir. Bu kemiklere yapışan kaslar da iskelet sistemindeki değişimlere ayak uydurmuştur (2). Bipedal canlılarda omurganın en üst ve en alt kısımları şiddeti azaltmak için eğimli haldedirler. Bunun zıttı olarak apelerin omurgası neredeyse düzdür (3).

İnsanlar, apelerden daha kısa ve geniş bir pelvise sahiptir (4). Bipedalizmle birlikte hominidlerin vücutlarında orantısal olarak farklılaşmalar gözlenmiştir. Örneğin kollar bipedal yürüyenlerde bacaklardan çok daha kısa bir uzunluğa gerilerken, apelerde kimi zaman bacak uzunluğuna eşit düzeylerde görülmektedir (5). İnsan femur formu, diz ile 90°den daha az bir açı (valgus angle) yapmaktadır. Bu değer apelerde hemen hemen 90°dir. İnsan dizi tamamen uzatılma yeteneğine sahipken, apelerin dizi bu hareketi sergileyemez. Alt bacak kemikleri insanlarda apelere göre daha uzundur. Eklem yüzeyleri insanda bipedal lokomasyonun ilave baskısını dengelemek için genişlemiştir (6). Ayrıca bipedalizm ayaklarda büyük değişikliklere yol açmıştır. Üçüncü parmakların hacminde kısalma, diğer parmakları karşılama yeteneğini kaybetmiş ve onlarla aynı hizadaki bir başparmak ve tüm vücut ağırlığını destekleyecek kabiliyete sahip bir platform formuna kavuşmuş ayak formu bipedalizm ile birlikte ayağın yapısında gözlenen değişikliklerden bazılarıdır (7).

Kaynaklar

Fleagle, J.G. 2004 "Primate locomotion and posture", *The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution*,



(Eds. S. Jones, R. Martin, D. Pilbeam), Cambridge University Press, 75-79.

Harcourt-Smith, W.E.H., L.C. Aiello, 2004 "Fossils, feet and the evolution of human bipedal locomotion", *J. Anat.*, 204:403-416.

Hirasaki, E., N. Ogihara, Y. Hamada, H. Kumakura, M. Nakatsukasa, 2004 "Do highly trained monkeys walk like humans? A kinematic study of bipedal locomotion in bipedally trained Japanese macaques", *J. Hum. Evol.*, 46:739-750.

Hunt, K.D. 1994 "The evolution of human bipedality: ecology and functional morphology", *J. Human Evol.*, 26:183-203.

Hunt, K.D. 1996 "The postural feeding hypothesis: an ecological model for the evolution of bipedalism", *South African Journal of Science*, 92:77-90.

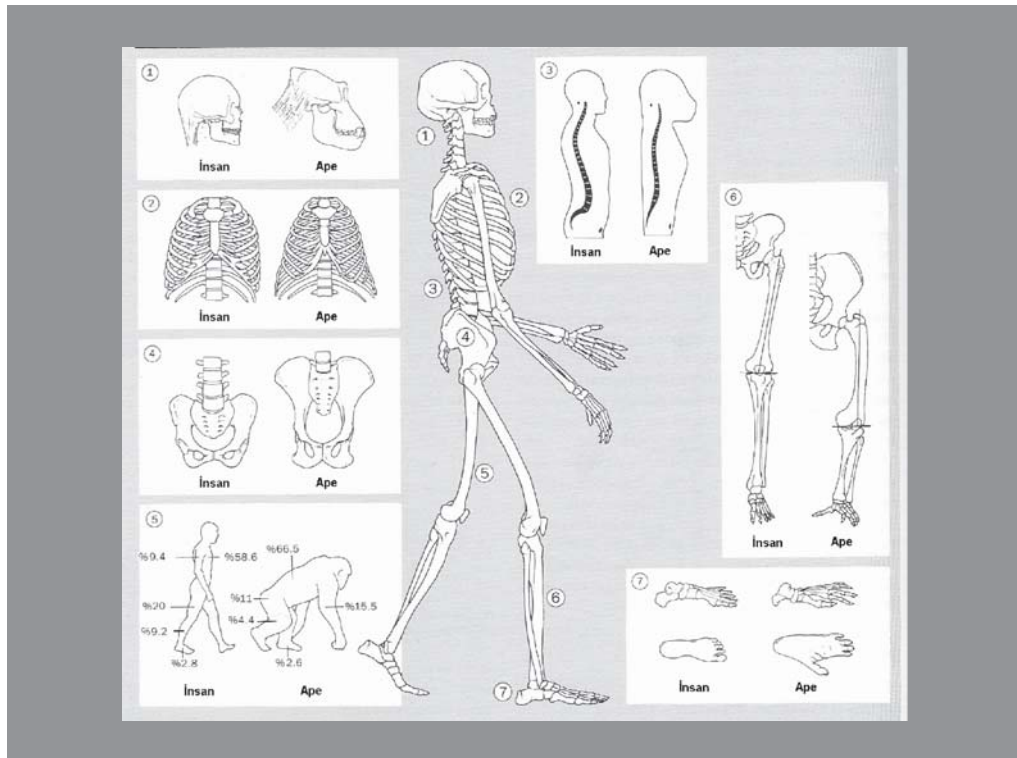
Lovejoy, C.O. 1981 "The Origins of Man", *Science*, 211:341-348.

Lovejoy, C.O. 1988 "Evolution of human walking", *Scientific American*, 259:118-125.

McHenry, H.M. 1982 "The pattern of human evolution: Studies on bipedalism, mastication, and encephalization", *Annual Review of Anthropology*, 11:151-173.

Pickford, M. 2006 "Paleoenvironments, Paleocology, Adaptations, and the Origins of Bipedalism in Hominidae", *Human Origins and Environmental Backgrounds* (Eds. H. Ishida, R. Tuttle, M. Pickford, N. Ogihara, M. Nakatsukasa), *Developments in Primatology: Progress and Prospects*, Springer Science+Business Media, 175-198.

Wheeler, P.E. 1991 "The thermoregulatory advantages of hominid bipedalism in open equatorial environments: the contribution of increased convective heat loss and cutaneous evaporative cooling", *Journal of Human Evolution*, 21:107-115.



Şekil 2: Bipedalizmin vücutta yol açtığı anatomik değişiklikler (Fleagle 2004).